Abwandlungen im Bau des Dolichopodiden-Hypopygiums (Diptera) – I: *Medetera truncorum* Meigen

Von

HANS ULRICH, Bonn

Herrn Prof. Dr. M. Eisentraut anläßlich seines 75. Geburtstages gewidmet.

In einem früheren Beitrag (Ulrich 1974) wurden an Hand der Beschreibung der männlichen Genitalien von fünf Dolichopodiden-Arten die Homologie der Teile und der Grundplan des Dolichopodiden-Hypopygiums dargestellt. Die vorliegende Arbeit ist die erste einer Reihe von Untersuchungen an den Hypopygien weiterer Arten, in denen die Abwandlungen innerhalb der Familie erfaßt werden sollen und als deren Fernziel die Verwertung der Genitalmorphologie für ein phylogenetisches System der Dolichopodiden ins Auge gefaßt ist.

In diesem wie in den nachfolgenden Beiträgen müssen die 1974 erarbeiteten Grundlagen als bekannt vorausgesetzt werden. Eine Beschreibung derjenigen Strukturen, in denen *Medetera* mit dem Grundplan übereinstimmt, erübrigt sich deshalb. In der Diskussion der Befunde ist Zurückhaltung angebracht, solange nicht Kenntnisse von weiteren Gattungen vorliegen.

Neue Daten und Überlegungen zur Homologie der Teile gibt Hennig in seiner Arbeit (1976), die nach Abschluß des Manuskripts erschien und nicht mehr berücksichtigt werden konnte. Hennig widerspricht meiner Auffassung vom Verbleib der Parameren im Fall der Empididen, aber nicht der Dolichopodiden. Sollten seine abweichenden Homologievorstellungen zutreffen, so müßten sie jedoch angesichts der festgestellten Übereinstimmungen zwischen beiden Familien auch auf die Dolichopodiden anzuwenden sein. Bis zur Klärung dieser Fragen soll die bisher (1974) angewandte Terminologie beibehalten werden, um den Vergleich innerhalb der Familie nicht zu erschweren.

Erläuterungen zu den Abbildungen

Membranen sind punktiert dargestellt. In Abb. 2–8 sind die sichtbaren Flächen der Cuticula-Außenseite durch Schraffur gekennzeichnet; die Anschnitte der Cuticula sind schwarz bzw. in dicken Linien wiedergegeben. Im übrigen sei auf die früher (1974) gegebenen Erläuterungen verwiesen.

Abkürzungen:

Ad	Dorsalanhang = Appendix dorsalis
Ae	Aedeagus
AeV	rückwärtige Verlängerung des Aedeagus

An	Anus
BBFv	Borsten des reduzierten Ventralfortsatzes des Basimers
C	Cercus
Cpr	verschmälerter Proximalteil des Cercus
Dsk	sklerotisierter Endabschnitt des Ductus ejaculatorius
EjAp	Ejakulationsapodem
EjB	Basalteil des Ejakulationsapodems
EjSt	Stielteil des Ejakulationsapodems
EPh	Endophallus
Fa	Firstlinie der Falte zwischen äußerer Genitalkammer und Dorsalanhang
For	Foramen der Genitalkapsel
GEj	Gelenkstelle des Ejakulationsapodems
HAp	Hypandriumapodem
HBr	Hypandriumbrücke
HFa	Hypandriumfalte
HR	Hypandriumrinne
IHAp	Linie, entlang welcher das Hypandriumapodem eingefaltet ist (Invaginationslinie)
Kap	Genitalkapsel (Periandrium + Prohypandrium)
Ke	Seitenwand der äußeren Genitalkammer
Ki	Wand der inneren Genitalkammer
LKi	Innenleiste des Dachs der inneren Genitalkammer
MHBr	Membran zwischen Hypandriumbrücke und Hypandriumapodem
MPr	Membran des Proctiger und Intersegmentalmembran zwischen Proctiger und 9. Segment
OH	Opisthypandrium
PhTr	Phallotrema
S 8	8. Sternit
Ski	sklerotisiertes Dach der inneren Genitalkammer
SPr	Proctigersternit = ventrales Proctigersklerit
SR	Aedeagus-Stützrohr
Ta	Tasche zwischen Stielteil und Basalteil des Ejakulationsapodems
TM	Telomer
V	Vesica
ZPl	Zugplatte
1–9	Muskeln

Skelett

Außenansicht lateral: Abb. 1
Medialansichten des aufgeschnittenen Hypopygiums: Abb. 2–4

Das Hypopygium von *Medetera* entspricht in wesentlichen Merkmalen dem Grundplan der Familie (s. Ulrich 1974). Dies gilt insbesondere für seine Lage zu den vorhergehenden Segmenten und die Verschmelzung von

Prohypandrium und Periandrium zu einer einheitlich sklerotisierten Genitalkapsel (Kap, Abb. 1, 4). Das Foramen (For, Abb. 3) reicht von der linken Seite dorsal noch etwas über die Mediane hinaus; in den Schnittzeichnungen ist der Umriß der Kapsel rechts von dieser Stelle durch eine dicke unterbrochene Linie angedeutet.

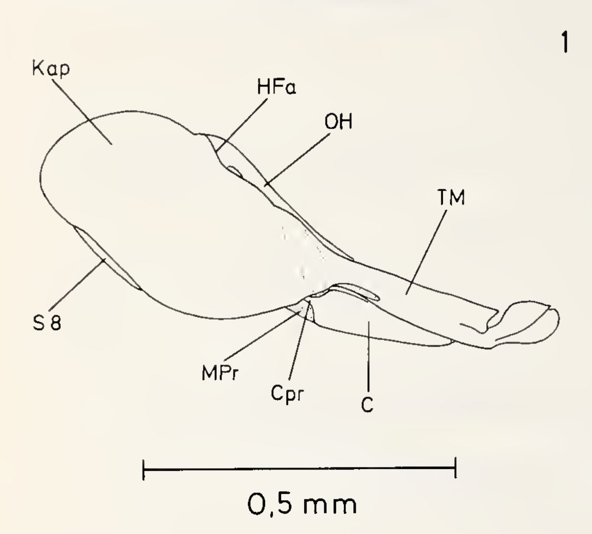
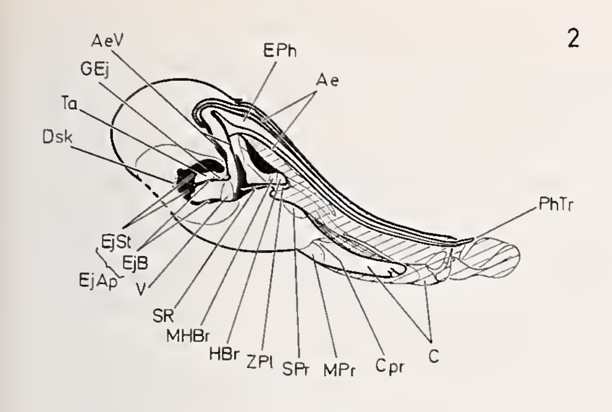


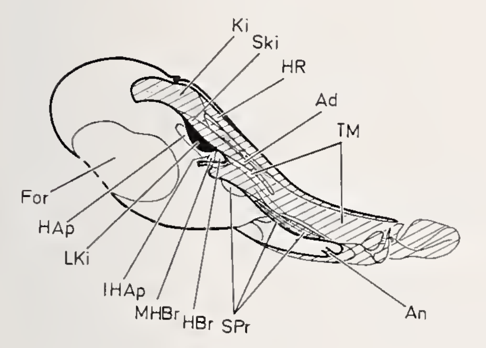
Abb. 1: *Medetera truncorum* ♂, Hypopygium und 8. Segment in lateraler Außenansicht, von rechts.

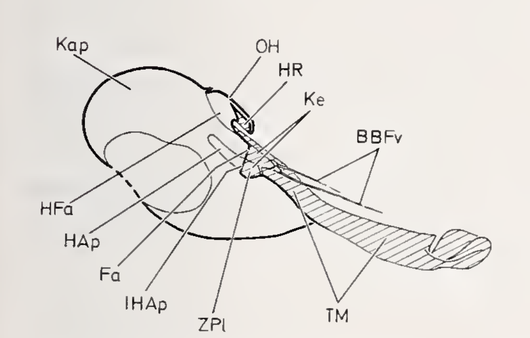
Das Telomer (TM, Abb. 1, 4) ist gegen die Genitalkapsel durch eine zwar sklerotisierte, aber blaß gefärbte und elastisch biegsame Zone abgegrenzt (in den Abbildungen locker punktiert). Seine Medialfläche setzt sich proximad in den Bereich der äußeren Genitalkammer fort in Form eines Skleritstreifens, der dorsal und an seiner dorsalen Basis durch Membran, an seiner ventralen Basis durch die erwähnte blasse Zone begrenzt ist (Abb. 3, 4). Distal ist das Telomer in drei Äste gespalten, die nicht mit eigener Muskulatur versehen sind. Negrobov und Stackelberg (1971) unterscheiden dementsprechend eine dorsale, eine ventrale und eine laterale Gonopoden-Lamelle; bei anderen *Medetera*-Arten, deren Telomer nur in zwei Äste gespalten ist, bezeichnen sie diese als dorsale und ventrale Lamelle.

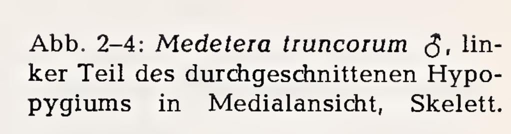
An der Zugehörigkeit aller drei Äste zum Telomer kann bei der vorliegenden Art nicht gezweifelt werden. Demnach ist der ventrale Ast nicht mit dem Apikoventralfortsatz von *Argyra, Neurigona* und *Dolichopus* homolog, den Negrobov und Stackelberg ebenfalls als ventrale Lamelle des Telomers (Gonopoden) deuten, der aber nach eigener Auffassung ein Fortsatz des Basimers ist (Ulrich 1974).

Ein Apikoventralfortsatz des Basimers ist nicht entwickelt. Das Homologon des Ventralfortsatzes anderer Dolichopodiden dürfte die gemeinsame Basis zweier langer Borsten sein (Surstylus, Negrobov und Stackelberg 1971), die im medioventralen Bereich des blassen Feldes der Genitalkapsel stehen (Abb. 4, BBFv).








Abb. 2–4: *Medetera truncorum* ♂, linker Teil des durchgeschnittenen Hypopygiums in Medialansicht, Skelett.


2: Schnittführung in der Medianebene.

3: Aedeagus mit Samenspritze und Teil des Aedeagus-Stützrohrs entfernt.

4: Außerdem entfernt: Proctiger, Hypandriumbrücke und Rest des Aedeagus-Stützrohrs, Dorsalanhang, Wand der inneren Genitalkammer, Membranen mit Ausnahme eines Restes im Bereich der äußeren Genitalkammer, Opisthhypandrium mit Ausnahme seiner Basis.

Die Hypandriumfalte (HFa, Abb. 1, 4) überquert ventral die Mediane und ist sklerotisiert. Dadurch ist das Opisthypandrium (OH) gegen die Genitalkapsel scharf abgegrenzt, aber unbeweglich.

Ein isoliertes Sklerit (ZPl, Abb. 2, 4) in der Seitenwand der äußeren Genitalkammer, von dessen Cranialrand (IHAp) das Hypandriumapodem (HAp) eingefaltet ist, dürfte das Homologon der Zugplatte anderer Dolichopodiden sein. Zwischen der Zugplatte und der Basis der Hypandriumrinne (HR, Abb. 3) ist die Genitalkammerwand membranös, ein Hypandriumarm als Sklerit fehlt. Medial von der Einfaltungslinie des Hypandriumapodems (IHAp, Abb. 3) schließt sich eine Membran (MHBr) an, die das Apodem und die Zugplatte von der Hypandriumbrücke (HBr) trennt.

Die Verbindung zwischen Opisthypandrium und Hypandriumbrücke ist also zweimal unterbrochen. Mit der Basis des Telomers ist die Zugplatte durch einen schmalen Membranstreifen gelenkig verbunden.

Ein unbewegliches Opisthypandrium und eine Unterbrechung der sklerotisierten Verbindung zwischen jenem und den Hypandriumapodemen wurden auch bei *Neurigona* festgestellt (Ulrich 1974). Ob diese Übereinstimmung eine Synapomorphie der Medeterinae und der Neurigoninae darstellt, die Robinson (1970) auf Grund anderer Merkmale für untereinander nahe verwandt hält, kann vorläufig nicht beurteilt werden, zumal in der Gestalt der betroffenen Sklerite zwischen *Neurigona* und *Medetera* keine Ähnlichkeiten zu erkennen sind.

Die Hypandriumbrücke bildet einen quer zum Aedeagus-Stützrohr (SR, Abb. 2) stehenden und mit diesem starr zusammenhängenden Skleritstreifen, der aus einem horizontalen medianen Abschnitt und jederseits einem in Ventralrichtung umgebogenen Seitenflügel besteht. Im Sagittalschnitt Abb. 2 und 3 ist der linke Seitenflügel als Fläche von der Innenseite sichtbar (beschriftet mit „HBr"), während der mediane Teil quer geschnitten ist (dicke Linie, die im Bild die untere Begrenzung der Fläche HBr bildet). Hinter dem medianen Teil (im streng morphologischen Sinn dessen craniale Fortsetzung) ist die Cuticula ebenfalls ventrad umgebogen, hier ist sie aber membranös (dicke Linie, die in Abb. 2 und 3 die Fläche HBr rechts begrenzt). Über eine weitere Umbiegung in Cranialrichtung geht die Cuticula in das Dach der inneren Genitalkammer über (s. weiter unten).

Den Einschnitt zwischen der Seitenwand der äußeren Genitalkammer (Ke, Abb. 4) und dem Dorsalanhang (Ad, Abb. 3) bildet eine Falte, entlang deren Firstlinie (Fa) in ihrem ventralen Teil der Schnitt von Abb. 4 geführt ist. Ventral verstreicht sie, ohne die Hypandriumfalte zu erreichen, als deren Fortsetzung sie gedeutet werden kann. In ihrem dorsalen Abschnitt vertieft sie sich zur Einsenkung des Hypandriumapodems, dessen medialer Basis die Schnittführung von Abb. 4 folgt (IHAp).

Der Dorsalanhang (Ad, Abb. 3) ist median bis zu seiner Basis gespalten und dadurch paarig. Er ist durchweg sklerotisiert, wenn auch blaß gefärbt. Seine Ventral- und Medialfläche setzt sich craniad ohne erkennbare Grenze in das Dach der inneren Genitalkammer fort, das bis zur Anheftung an den Aedeagus sklerotisiert ist (Ski) und caudal von dieser eine mediane Innenleiste (LKi) trägt. Infolge der durchgehenden Sklerotisierung ist der Dorsalanhang mit der Basis des Aedeagus ziemlich starr verbunden und wird bei dessen Protrusion vermutlich in vollem Umfang mitbewegt. Ob dies ein plesiomorphes oder ein apomorphes Merkmal ist, kann vorläufig nicht beurteilt werden. Negrobov und Stackelberg (1971) bezeichnen den Dorsalanhang von *Medetera pinicola* Kowarz als Parameren (Tafel 22, Fig. 188).

Das Ejakulationsapodem (EjAp, Abb. 2) weicht in seiner Form insofern vom gewohnten Bild ab, als der Stielteil (EjSt) gegenüber dem Basalteil

(EjB) ventrad und caudad abgebogen ist und lateral mit diesem fast auf ganzer Länge zusammenhängt, so daß beide Teile zwischen sich eine Tasche (Ta) bilden, die posteroventral mit der Leibeshöhle kommuniziert. Der Ductus ejaculatorius mündet mit seinem sklerotisierten Endabschnitt (Dsk) asymmetrisch links vom Stielteil in das Lumen des Basalteils ein.

Das Proctigersternit (SPr, Abb. 3) ist in seinem cranialen Hauptteil jederseits mit einer Innenleiste versehen (SPr, linker Hinweisstrich). Caudad verlängert es sich in einen unpaaren medianen und ein Paar lateraler Skleritstreifen (mittlerer und rechter Strich); die lateralen gehen am Ende in die distal sklerotisierte Ventralfläche der Cerci über.

Jeder Cercus (C, Abb. 2) trägt an seinem Distalende zwei gelenkig inserierende Anhänge (Sinnesorgane?), einen blattförmigen und einen gebogen stiftförmigen; lateral von beiden und den stiftförmigen Anhang caudal umgreifend steht ein unbeweglicher Fortsatz. Proximal verschmälert sich der Cercus in einen Skleritstreifen (Cpr, s. auch Abb. 1), der ohne Zwischenschaltung einer Membran mit dem Rand der Genitalkapsel zusammenhängt. Die Folge ist, daß die Cerci zwar gegenüber der Genitalkapsel elastisch abgebogen, aber nicht von ihr entfernt werden können; allenfalls ist eine leichte Streckung der gewölbten Cuticula im Bereich des Proximalendes des Skleritstreifens möglich. Mit dieser festeren Verankerung des Proctiger an der Genitalkapsel hängt es vielleicht zusammen, daß die Membran zwischen Proctigersternit und Hypandriumbrücke bzw. Aedeagus-Stützrohr ausgedehnter ist als bei den bisher (1974) untersuchten Dolichopodiden und an dieser Stelle ein Auseinanderweichen der Sklerite ermöglicht. Der Eindruck drängt sich auf, daß der Angelpunkt für Auf- und Abwärtsbewegungen des Proctiger bei *Medetera* zwischen Cerci und Genitalkapsel, bei den anderen Dolichopodiden und im Grundplan der Familie zwischen Proctigersternit und Hypandriumbrücke liegt.

Muskulatur

(Abb. 5—8)

Die im folgenden zu behandelnden Muskeln werden mit den gleichen Ziffern benannt wie ihre Homologa bei den früher untersuchten Dolichopodiden (Ulrich 1974). Die Muskeln 1 und 3 sind unpaar, alle übrigen paarig.

1. Zwei unpaare Muskeln mit Ursprung an der Genitalkapselwand und Insertion am Stielteil des Ejakulationsapodems (Abb. 5). 1a entspringt im posterodorsalen, 1b im cranialen bis anterodorsalen Bereich der Genitalkapsel. Die Insertion am Apodem liegt bei 1a näher der Basis, bei 1b mehr spitzenwärts. In der Richtung des Verlaufs ähnelt 1a dem Muskel 1 von *Sciapus, Neurigona* und *Dolichopus,* 1b dem von *Rhaphium.* Beide verstärken sich offenbar gegenseitig in ihrer Wirkung, indem sie die Vesica ver-

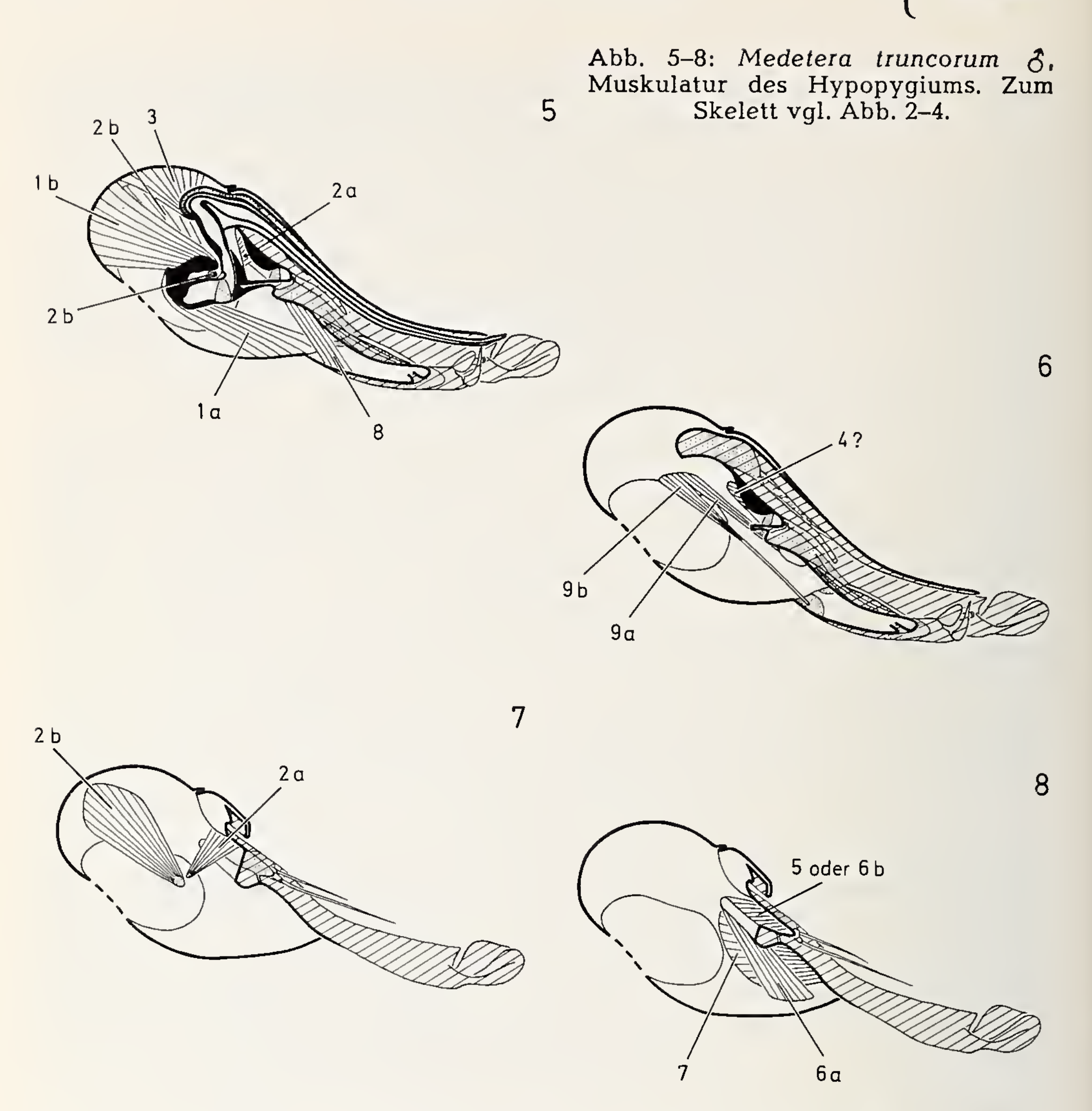


Abb. 5–8: *Medetera truncorum* ♂, Muskulatur des Hypopygiums. Zum Skelett vgl. Abb. 2–4.

engen und dadurch das Ejakulat austreiben. Man muß annehmen, daß die beiden Muskeln durch Teilung aus einem einzigen entstanden sind.

2. Zwei Muskeln mit Ursprung an der Genitalkapselwand und Insertion am Basalteil des Ejakulationsapodems, an die Membran der Vesica angrenzend (Abb. 5, 7). 2a entspringt in der Ventralgegend des Basimers und inseriert am Apodem seitlich von dessen Gelenkstelle; er entspricht nach Ursprung und Faserverlauf Muskel 2 der bisher untersuchten Dolichopodiden. 2b entspringt im cranialen Bereich der Genitalkapsel und inseriert dorsolateral von 2a. Nach Zugrichtung und Insertionsstelle ist anzunehmen, daß 2b als Antagonist der Muskeln 1 die Vesica erweitert; außerdem unterstützt er vielleicht Muskel 2a bei der Erektion des Aedeagus. 2b ist entweder eine Neubildung oder, wahrscheinlicher, durch Abspaltung von Muskel 2 des Grundplans entstanden.

3. Ein unpaarer Muskel, der in der Anteroventralregion der Genitalkapsel entspringt und an der ventralen Anheftungsstelle der Genitalkammerwand am Aedeagus inseriert (Abb. 5).

4? Verbindet das Ejakulationsapodem mit der Leiste des Dachs der inneren Genitalkammer (Abb. 6). Falls Homologie mit Muskel 4 von *Sciapus, Dolichopus* und *Neurigona* besteht, ist anzunehmen, daß der ehemals unpaare, an der Hypandriumbrücke gelegene dorsale Ansatz in einen linken und einen rechten geteilt und laterad auf die Apodeme verlagert worden ist.

5 oder 6b. Zieht vom Hypandriumapodem zur Ventralgegend des Basimers und setzt dort caudal der Ursprungsfläche von Muskel 2a an (Abb. 8). In entsprechender Lage besitzen *Argyra* und *Rhaphium* einen Muskel (6b?, Ulrich 1974), der dem von *Medetera* homolog sein dürfte. Das Homologon bei anderen Dolichopodiden ist entweder Muskel 5 von *Sciapus, Dolichopus* und *Neurigona* oder Muskel 6b von *Sciapus.*

6a. Verbindet das Hypandriumapodem mit der Posterodorsalregion der Genitalkapsel (Abb. 8).

7. Ursprung an der Lateralwand der Genitalkapsel, Insertion an der Medialfläche der Telomer-Basis entlang deren dorsalem Rand (Abb. 8). Dieser Muskel wirkt offenbar wie sein Homologon bei anderen Dolichopodiden als Adduktor des Telomers.

8. Zieht vom Proctigersternit zur membranösen Dorsalfläche des Proctiger (Abb. 5).

9. Zwei Muskeln, die nebeneinander an der Seitenwand der Genitalkapsel entspringen (Abb. 6). 9a inseriert am cranialen Rand der Innenleiste des Proctigersternits, 9b mit langer Sehne an der Membran in der Dorsolateralgegend zwischen Cercus und Genitalkapsel.

Bewertung der Merkmale

Im Vergleich mit dem Grundplan der Familie sind folgende Apomorphien zu nennen:

a) Das Opisthypandrium ist gegenüber dem Prohypandrium scharf abgegrenzt und unbeweglich.

b) Ein Hypandriumarm als Sklerit fehlt.

c) Hypandriumbrücke und Hypandriumapodem sind durch eine Membran getrennt.

d) Die am Ejakulationsapodem inserierenden Muskeln 1 und 2 sind in je zwei Muskeln mit weit auseinander liegenden Ursprungsflächen geteilt (1 a, 1 b, 2 a, 2 b).

e) Muskel 4 setzt am Hypandriumapodem statt an der Hypandriumbrücke an. (Homologon von Muskel 4 des Grundplans oder Neubildung?)

f) Die Verbindung zwischen Cerci und Genitalkapsel ist fester, die zwischen Proctigersternit und Hypandriumbrücke lockerer als bei anderen Dolichopodiden und vermutlich im Grundplan.

Wahrscheinlich besteht ein funktioneller Zusammenhang zwischen den Merkmalen a und b, vielleicht auch c.

Unsicher ist die Bewertung folgender Merkmale:

g) Aedeagus und Dorsalanhang sind starr miteinander verbunden.

h) Der Dorsalanhang ist paarig.

i) Ein Apikoventralfortsatz des Basimers ist nicht entwickelt.

Als Plesiomorphie ist besonders hervorzuheben:

k) Der Adduktor des Telomers (Muskel 7) inseriert am Telomer selbst.

Zusammenfassung

Skelett und Muskulatur des Hypopygiums von *Medetera truncorum* Meigen (Diptera, Dolichopodidae) werden beschrieben und mit dem Grundplan der Familie verglichen.

Summary

Modifications in the structure of the dolichopodid hypopygium (Diptera) — I: *Medetera truncorum* Meigen

Skeleton and musculature of the hypopygium are described in *Medetera truncorum* and compared to the groundplan in Dolichopodidae.

Literatur

Hennig, W. (1976): Das Hypopygium von *Lonchoptera lutea* Panzer und die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Cyclorrhapha (Diptera). — Stuttgart. Beitr. Naturk., (Ser. A, Biol.) 283: 1—63.

Negrobov, O. P., und A. A. Stackelberg (1971): Der Bau der Genitalien bei den Dolichopodidae. Und: Charakteristik der Unterfamilie Medeterinae. – In: Lindner, E.: Die Fliegen der palaearktischen Region, Band IV 5, 29. Dolichopodidae (Lfg. 284): 238–242, 247–249; Taf. 13–16, 19–23. Stuttgart (Schweizerbart).

Robinson, H. (1970): The subfamilies of the family Dolichopodidae in North and South America (Diptera). – Pap. avuls. Zool. 23: 53–62.

Ulrich, H. (1974): Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale. – Bonn. zool. Monogr. Nr. 5: 60 S.

Anschrift des Verfassers: Dr. Hans Ulrich, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, 5300 Bonn 1.